

УДК 576.895.597.5

АНАЛИЗ ПАРАЗИТАРНЫХ СООБЩЕСТВ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ

© О. Т. Русинек

Впервые проведен анализ инфрасообществ и компонентных сообществ паразитов рыб из оз. Байкал. Установлено, что инфрасообщества паразитов большинства видов рыб в Байкале являются слабо сбалансированными и обедненными (индекс Бергера—Паркера > 0.5 ; выравненность видов по обилию > 0.5 ; индекс Бриллюэна < 1). При этом наибольшее разнообразие и сбалансированность сообществ характерны для хищных рыб (ленок, таймень, хариус, щука, окунь). Наиболее разнообразными в Байкале являются компонентные сообщества паразитов ельца, плотвы и песчаной широколобки, потому что их индекс Шеннона равен 2.4, каменной — 2.2 и крапчатой — 2.3 широколобок, обыкновенного гольяна — 2.1, налима и узкой широколобки — 1.9, окуня — 1.8, язя — 1.8. Компонентные сообщества паразитов других рыб в Байкале имеют низкие показатели биологического разнообразия ($H = 0.5\text{--}1.05$; Smp приближается к 1). Предложена классификация зрелых и незрелых компонентных сообществ паразитов рыб по соотношению количества видов специалистов и генералистов. Установлено, что компонентные паразитарные сообщества сублиторальной, профундальной и псевдоабиссальной зон являются зрелыми. В литоральной зоне они незрелые (обедненные и слабо сбалансированные). Компонентные сообщества паразитов рыб-бентофагов и хищников являются зрелыми, у планктофагов они незрелые. Зрелыми являются компонентные сообщества паразитов рыб сем. Cyprinidae, незрелые сообщества — у рыб сем. Coregonidae и Cottidae. Компонентные сообщества паразитов рыб, принадлежащих boreальному равнинному и boreальному предгорному фаунистическим комплексам, являются зрелыми, а байкальскому и арктическому пресноводному — незрелыми.

Сообщества живых организмов формируются не хаотично и в данных конкретных условиях являются вполне предсказуемыми, поскольку представляют вполне определенные сочетания видов, что свидетельствует о не случайном характере их формирования (May, 1981; Джиллер, 1988).

Сообщества паразитов рыб не являются исключениями из этого правила. Случайность как определяющий фактор действует только на этапе заражения особей хозяев, что в процессе эволюции паразитического образа жизни компенсируется выполнением закона большого числа яиц и личинок, а также весьма тонким приспособлением паразитов к биологии, физиологии и экологии хозяев.

В последние годы паразитологи стали разрабатывать новые подходы к оценке фауны паразитов посредством изучения паразитарных сообществ (Lotz, Font, 1985, 1994; Bush et al., 1990; Dobson, Roberts, 1994; Доровских, 1996, 1999, 2001, 2002; Пугачев, 1997, 1999а, б, 2000; Ройтман и др., 1997, и др.). Доровских (2002) в деталях представил историю изучения сообществ

паразитов рыб, классифицировав все известные направления. Это обобщение, по-нашему мнению, весьма полезно, поскольку помогает представить соотношение этих направлений и значимость для разработки теоретических и прикладных проблем паразитологии.

Статистические критерии оценки паразитарных сообществ совпадают с индексами биологического разнообразия, широко применяемыми биологами различных специальностей для оценки состояния экосистем (Одум, 1975; Бигон и др., 1989; Мэггарран, 1992; Алимов, 2000, и др.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы собственные материалы по зараженности рыб оз. Байкал многоклеточными паразитами.

В настоящее время для обозначения паразитофауны одной особи определенного вида хозяина применяется термин инфрасообщество (*infracommunity*) по аналогии с понятием инфрапопуляция паразита (Holmes, Price, 1986; Пугачев, 1999а). Паразиты, населяющие популяцию данного вида хозяина, формируют компонентное сообщество (*component community*) (Holmes, Price, 1986). Все компонентные сообщества и свободноживущие стадии паразитов образуют составное сообщество (*compound community*) (Holmes, Price, 1986). При оценке инфра- и компонентных сообществ были выделены автогенные (паразиты беспозвоночных, рыб, водных млекопитающих, обитающих в данном водоеме и не выходящих за его пределы) и аллогенные виды (паразиты птиц и наземных млекопитающих, покидающих пределы водоема на определенной фазе онтогенеза). Также были определены виды-специалисты и виды-генералисты. По К. Кеннеди (Kennedy, 1995), к первым относятся паразиты, которые встречаются у одного вида или одного рода хозяев; ко вторым принадлежат виды, которые обычно паразитируют у представителей нескольких родов или семейств хозяев.

Для оценки параметров сообществ паразитов использованы статистические индексы, рассчитанные на основе данных о количестве видов (S) и их обилии (N). Паразитологи используют индексы биологического разнообразия Шеннона, Симпсона (последний индекс впервые применен нами для оценки компонентных сообществ паразитов), Бриллюэна, индекс доминирования Бергера–Паркера, выравненности видов по обилию по Пиелу. Формулы индексов и алгоритмы их расчетов взяты из работы Э. Мэггарран (1992).

Индекс Бриллюэна (H_B) является разновидностью индекса Шеннона для выборок, все особи которых могут быть подсчитаны (n_i — численность вида в инфрасообществе):

$$H_B = (\ln N! - \sum \ln n_i!)/N.$$

Выравненность видов по обилию представляет собой отношение наблюдаемого разнообразия к максимальному:

$$E = H_B/H_{B_{\max}},$$

где $H_{B_{\max}} = 1/N \ln N!/\{[N/S]!\}^{1-r}\{[N/S] + 1!\}^r$, $[N/S]$ — целая часть числа, $r = N - S[N/S]$. Количество видов и особей являются неслучайными величинами, и каждое отличное значение индекса Бриллюэна считается автоматически значимым.

Оценку компонентных сообществ проводили с использованием индексов Шеннона (H) и Симпсона (Smp):

$$H = \sum p_i \ln p_i,$$

где p_i — относительное обилие i -го вида, равное n_i/N . Выравненность видов в сообществе по обилию рассчитывается по формуле $E = H'/\ln S$. Варианса индекса Шеннона рассчитывается по формуле:

$$\text{Var } H = \sum p_i (\ln p_i)^2 - (\sum p_i \ln p_i)^2 / N - S - 1/2N^2.$$

Оценка достоверности различий между значениями индекса Шеннона для двух сообществ вычислялась с помощью критерия Стьюдента:

$$t = H_1 - H_2 / (\text{Var } H_1 - \text{Var } H_2)^{1/2}.$$

Количество степеней свободы вычисляли по формуле:

$$df = (\text{Var } H_1 - \text{Var } H_2)^2 / [(\text{Var } H_1)^2 / N_1 + (\text{Var } H_2)^2 / N_2].$$

Индекс Симпсона вычисляли по формуле:

$$Smp = 1 / \sum (n_i(n_i - 1) / N(N - 1)),$$

где n_i — число особей i -го вида, N — общее число особей паразитов в сообществе.

При оценке индексов Шеннона и Симпсона изначально рассматривали 2 крайних (теоретических) случая состояния сообщества: 1) в сообществе доминирует только 1 вид, и тогда индекс Шеннона равен 0, а Симпсона — 1; 2) все паразиты в сообществе имеют одинаковую численность, и поэтому индекс Шеннона равен $\ln S$, а индекс Симпсона — S .

Для выявления отношений доминирования видов в сообществах использовался непараметрический индекс доминирования Бергера—Паркера (D):

$$D = N_{\max}/N_T,$$

где N_{\max} — общее число особей доминантного вида, N_T — общее количество особей паразитов в сообществе.

Для определения состояния инфра- и компонентных сообществ паразитов были применены критерии, предложенные Пугачевым (1999а).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Инфрасообщества

Проведена оценка 727 инфрасообществ многоклеточных паразитов 42 видов и подвидов аборигенных байкальских рыб. Установлено, что в среднем на одно инфрасообщество паразитов приходится 2.7 вида, максимальное количество — 12 видов. Наиболее многочисленную группу (46 %, или 336) составляют инфрасообщества, имеющие 2–4 вида паразитов. В 4 % (30) инфрасообществ паразиты отсутствовали; небольшим числом случаев (от 1 до 6) были представлены и сообщества с 8–12 видами паразитов (рис. 1).

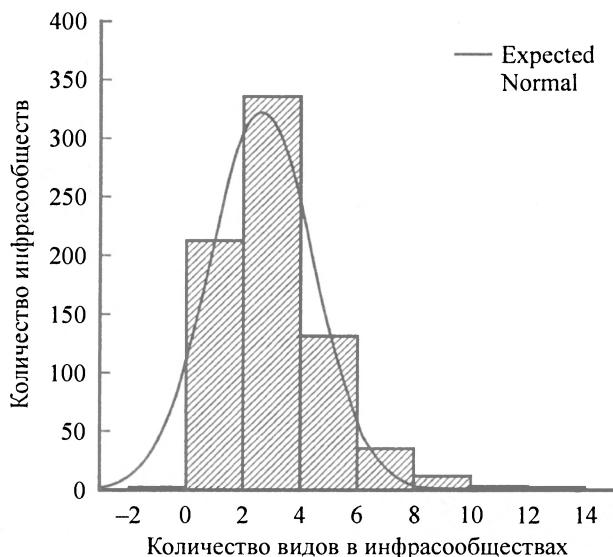


Рис. 1. Распределение видов в инфрасообществах паразитов аборигенных рыб оз. Байкал.
Fig. 1. Species distribution in the parasitic infracommunities of indigenous fishes from Lake Baikal.

Обобщение полученных данных по инфрасообществам многоклеточных паразитов рыб оз. Байкал показало, что наиболее обеднены видами инфрасообщества горбатой и темной широколобок (0.7 видов паразитов на инфрасообщество), большой голомянки и щиповки (по 1 виду на сообщество); минимальное количество особей паразитов найдено у сибирской щиповки — 1.7 экз. Максимальное количество видов паразитов отмечено в инфрасообществах ленка (7.6), а особей паразитов — у ленка (191 экз.) и омуля прибрежной морфо-экологической группы (417 экз.). В инфрасообществах паразитов байкальских рыб доминируют автогенные виды. Инфрасообщества паразитов байкальских рыб в целом являются обедненными, несбалансированными и стохастичными, поскольку индексы имеют следующие значения: $D > 0.5$, $E < 0.5$, $NB < 1$. Инфрасообщества паразитов хищных рыб (ленок, таймень, хариус, щука и окунь) более сбалансированы и разнообразны по сравнению с другими видами рыб; в них преобладают специалисты по количеству видов и доле особей. В обедненных и слабо сбалансированных инфрасообществах паразитов других 37 аборигенных видов рыб доминируют генералисты.

Сравнение инфрасообществ паразитов рыб, принадлежащих к различным семействам, показало, что среднее количество видов и особей паразитов больше у представителей сем. Salmonidae — 7 и 147 соответственно; у них наблюдалось и максимальное абсолютное число видов (12), встречающееся у аборигенных байкальских рыб (рис. 2).

В инфрасообществах паразитов рыб, принадлежащих к отдельным фаунистическим комплексам, максимальное количество видов встречается у рыб бореального предгорного комплекса (12), минимальное (6) — в арктическом пресноводном; в бореальном равнинном и байкальском — 8 и 7 видов соответственно. Среднее значение этого показателя на инфрасообщество в 2 раза выше для бореального предгорного (4 вида) комплекса по сравнению с другими (рис. 3).

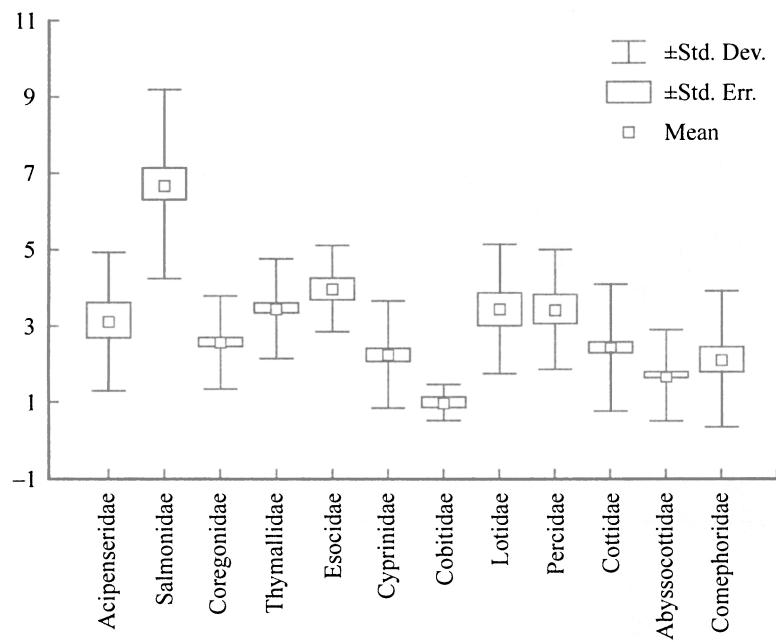


Рис. 2. Изменчивость количества видов в инфрасообществах паразитов в соответствии с систематическим положением рыб-хозяев.

Fig. 2. Variation of the species numbers in the parasitic infracommunities according to the taxonomic position of host fishes.

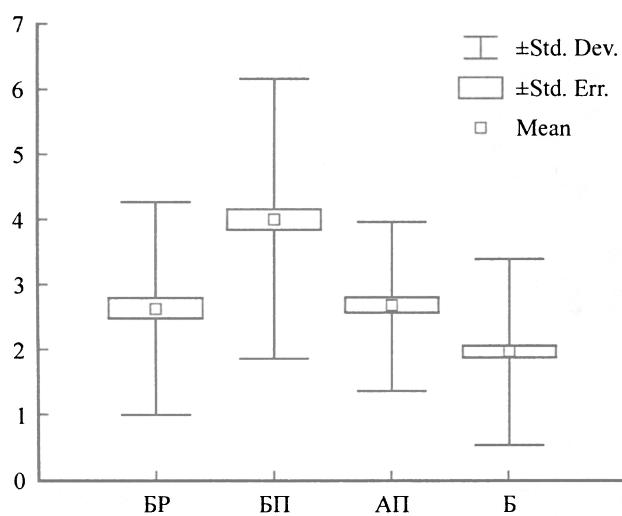


Рис. 3. Изменчивость количества видов в инфрасообществах паразитов рыб различных фаунистических комплексов.

АП — арктический пресноводный, Б — байкальский, БП — boreальный предгорный, БР — бореальный равнинный. Низкий уровень достоверности различий $p < 0.2$ отмечен для БР и АП фаунистических комплексов.

Fig. 3. Variation of the species numbers in the parasitic infracommunities of the fishes from different faunal complexes.

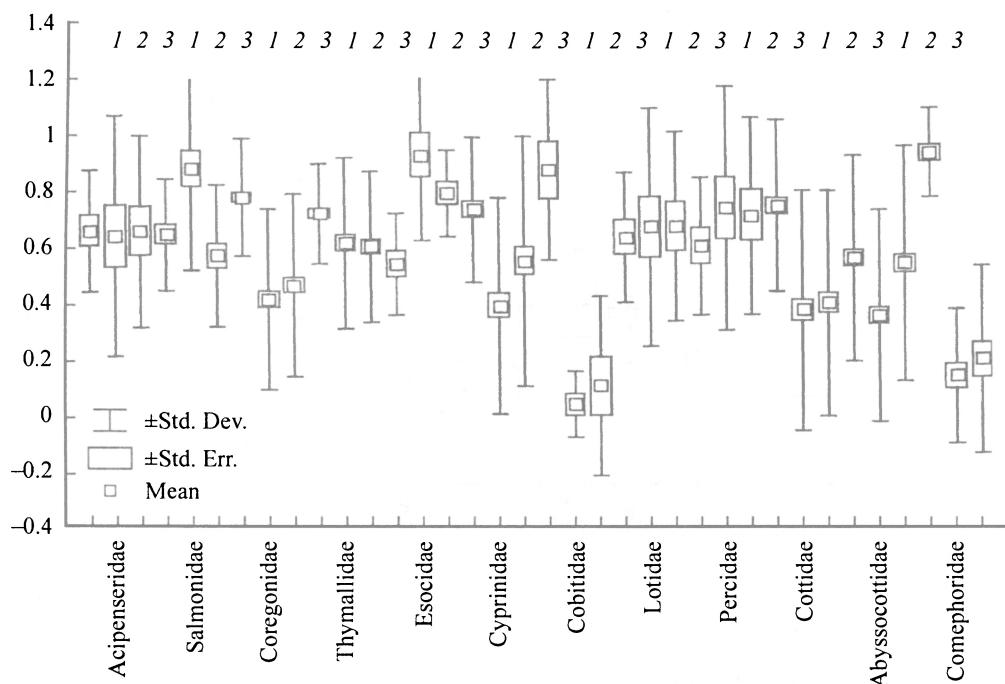


Рис. 4. Изменчивость статистических индексов, характеризующих инфрасообщества паразитов по семействам рыб оз. Байкал.

1 — индекс Бергера—Паркера, 2 — индекс Бриллюэна, 3 — выравненность видов по обилию.

Fig. 4. Variation of the statistic indexes characterizing parasitic infracommunities for different fish families in Lake Baikal.

Анализ статистических индексов показал, что наиболее разнообразными и сбалансированными инфрасообществами паразитов рыб Байкала являются сообщества, сформированные у представителей семейств *Salmonidae*, *Esocidae*, *Percidae*. По сравнению с другими семействами рыб в паразитарных сообществах этих семейств значения индекса Бергера—Паркера в среднем составляют 0.6; Бриллюэна и выравненности видов по обилию — не меньше 0.7 (рис. 4).

Сравнение инфрасообществ паразитов рыб, принадлежащих отдельным фаунистическим комплексам, показало, что наиболее сбалансированными и разнообразными являются инфрасообщества паразитов рыб бореального предгорного и бореального равнинного фаунистических комплексов, представители которых имеют большое количество специфичных видов паразитов (рис. 5).

Компонентные сообщества паразитов рыб

Компонентные сообщества паразитов 33 видов рыб являются разнообразными, сбалансированными (зрелыми), для них установлены следующие значения индексов: $D < 0.5$, $E > 0.5$, $H > 1$. Компонентные сообщества 9 видов рыб (омуль, сиг, хариус, пестрокрылая, белая, глубоководная и шершавая широколобки, желтокрылая и длиннокрылая широколобки в период нереста) — обедненные, несбалансированные (незрелые), поскольку индексы биологического разнообразия имеют следующие значения: $D > 0.5$, $E < 0.5$, $H < 1$.

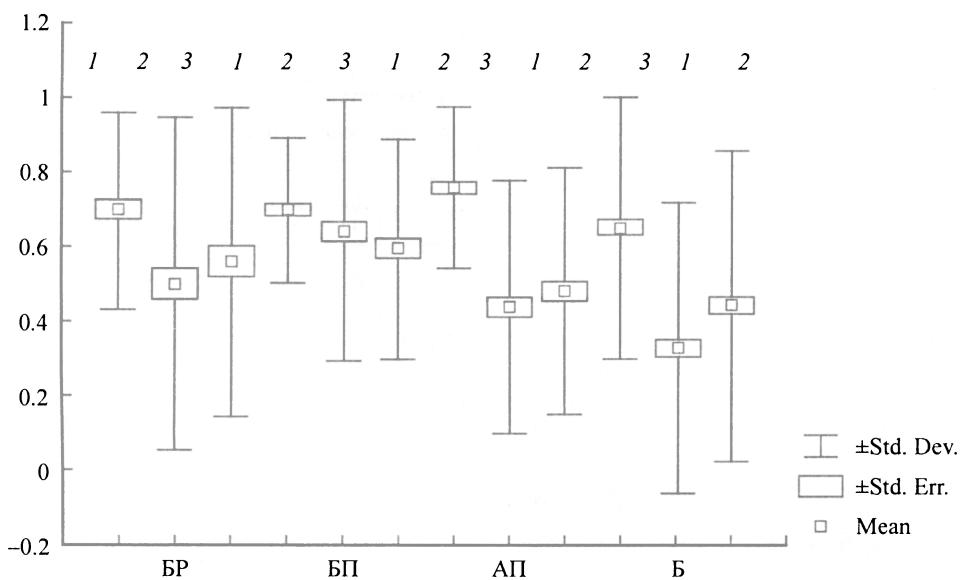


Рис. 5. Изменчивость статистических индексов, характеризующих инфрасообщества паразитов рыб в зависимости от принадлежности их к фаунистическому комплексу.

Обозначения те же, что и на рис. 4.

Fig. 5. Variation of the statistic indexes characterizing parasitic infracommunities according to their belonging to faunal complexes.

Зрелым компонентным сообществам паразитов рыб в Байкале соответствуют 5 вариантов сочетаний видов-специалистов и видов-генералистов: 1) видов-специалистов больше, чем генералистов; доля особей специалистов больше доли особей генералистов; доминирует специалист (сообщества паразитов тайменя и серебряного карася); 2) видов-специалистов больше, чем генералистов; доля особей специалистов больше доли особей генералистов; доминирует генералист (обыкновенный гольян, сибирская щиповка); 3) видов-специалистов меньше, чем генералистов; доля особей специалистов больше доли особей генералистов; доминирует специалист (осетр, щука, озерный гольян, панцирная, острорылая, плоская, темная, узкая, тепловодная широколобки); 4) видов-специалистов меньше (или равно), чем генералистов; доля особей специалистов меньше доли особей генералистов; доминирует специалист (ленок, окунь, большая и малая голомянки, крапчатая и полуголая широколобки); 5) видов-специалистов меньше (или равно), чем генералистов; доля особей специалистов меньше доли особей генералистов; доминирует генералист (язь, елец, плотва, налим, большеголовая, жирная, песчаная, каменная, малоглазая и горбатая широколобки).

В незрелых компонентных сообществах паразитов рыб Байкала видов-специалистов всегда меньше, чем видов-генералистов. Но доля особей специалистов может быть меньше доли особей генералистов при доминировании вида-генералиста (омуль, сиг, пестрокрылая широколобка, желтокрышка и длиннокрылая широколобка в период нереста и глубоководная широколобка), и доля особей специалистов может быть больше доли особей генералистов с доминированием по обилию вида-специалиста (хариус, шершавая и белая широколобки).

Таблица 1

Показатели компонентных сообществ паразитов рыб из различных вертикальных зон Байкала (в соответствие с глубиной отлова рыб)

Table 1. Values of the indexes characterizing component communities of fish parasites in different vertical zones of Lake Baikal (according to the sampling depth)

Вертикальная зона	N	AB	AL	Доминантный вид	D	E	$\frac{H}{HT}$	$\frac{SMP}{SMPT}$
Литораль, 0—5 м (песчаная, каменная, желтокрылая широколобки)	19	13	6	<i>P. exiguis</i>	0.95	0.09	<u>0.267</u> 2.944	<u>1.087</u> 19
Сублитораль, 5—100 м (длиннокрылая широколобка, омуль, сиг, хариус)	23	18	5	» »	0.49	0.5	<u>1.527</u> 3.135	<u>3.099</u> 23
Профундаль, 100—300 м (голомянки, большеголовая, жирная и пестрокрылая широколобки)	15	13	2	» »	0.51	0.68	<u>1.834</u> 2.708	<u>3.515</u> 15
Псевдоабиссаль 300—500 м (рыбы сем. Abyssocottidae)	15	13	2	<i>D. colonus</i>	0.28	0.8	<u>2.170</u> 2.708	<u>6.019</u> 16
Абиссаль, более 500 м							Данные отсутствуют	

Примечание. Здесь и в табл. 2—6: *P. exiguis* — *Proteocephalus exiguis*, *D. colonus* — *Dactylogyrus colonus*; N — количество видов паразитов, AB, AL — автогенные и аллогенные виды; D — индекс Бергера—Паркера, E — выравненность видов по обилию, H — индекс Шеннона, HT — теоретический индекс Шеннона, SMP — индекс Симпсона, SMPT — теоретический индекс Симпсона.

Структура паразитарных сообществ и распределение рыб по глубинам

Одной из основных особенностей Байкала являются его большие глубины, что позволяет сравнивать его с морскими и с океаническими водоемами. Исследователями зоологами было предложено несколько схем вертикального деления озера (Базикарова, 1945; Талиев, 1948; Верещагин, 1949; Кожов, 1962). Имеющиеся у нас материалы по компонентным сообществам паразитов систематизированы в соответствии с глубиной отлова рыб и принадлежностью этой глубины к определенной вертикальной зоне по схеме Талиева (1948) (табл. 1). Анализ полученных данных показал, что наиболее зрелыми паразитарными сообществами являются сообщества из сублиторальной, профундальной и псевдоабиссальной зон. Компонентные сообщества паразитов рыб литорали являются незрелыми и характеризуются большими значениями индекса Бергера—Паркера (>0.5) и низкими — выравненности видов по обилию (<0.5), Шеннона (<1) и Симпсона (стремится к 1). В литорали, профундали и псевдоабиссали зарегистрировано одинаковое количество видов-специалистов — 4; все они являются эндемиками рогатковидных рыб. В сублиторали отмечено 10 видов-специалистов, среди которых преобладают специфичные паразиты сиговых и хариусовых рыб.

Структура паразитарных сообществ и возраст рыб

В компонентных сообществах многоклеточных паразитов различных возрастных групп¹ байкальского омуля наблюдалось увеличение количества видов до возраста 8+ и затем последовательное их уменьшение до 3 в возра-

¹ Возраст рыб определяли по общепринятой методике (Чугунова, 1959).

Таблица 2

Показатели компонентных сообществ паразитов различных возрастных групп
Coregonus autumnalis migratorius из оз. Байкал

Table 2. Values of the indexes characterizing component communities
of the parasites from different age groups of *Coregonus autumnalis migratorius* in Lake Baikal

Возрастная группа рыб	N	AB	АЛ	C	Г	D	E	$\frac{H}{HT}$	$\frac{SMP}{SMPT}$
3+	4	2	2	1	3	0.50	0.858	<u>1.191</u> 1.386	<u>3.185</u> 4
4+	4	2	2	1	3	0.37	0.958	<u>1.328</u> 1.386	<u>3.794</u> 4
5+	11	7	4	2	9	0.35	0.833	<u>1.998</u> 2.398	<u>5.742</u> 11
6+	11	7	4	2	9	0.53	0.611	<u>1.523</u> 2.398	<u>3.080</u> 11
7+	10	7	3	2	8	0.56	0.609	<u>1.403</u> 2.302	<u>2.793</u> 10
8+	10	7	3	2	8	0.45	0.636	<u>1.397</u> 2.302	<u>3.202</u> 10
9+	6	4	2	1	5	0.62	0.557	<u>0.998</u> 1.792	<u>2.181</u> 6
10+	6	4	2	1	5	0.71	0.528	<u>0.947</u> 1.792	<u>1.98</u> 6
11+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13+	5	4	1	2	3	0.78	0.402	<u>0.647</u> 1.609	<u>1.569</u> 5
14+	5	4	1	2	3	0.46	0.648	<u>1.043</u> 1.609	<u>2.505</u> 5
15+	3	2	1	1	2	0.77	0.637	<u>0.701</u> 1.099	<u>1.623</u> 3

сте 15+ (табл. 2). Значения статистических индексов свидетельствуют о том, что у рыб в возрасте 3+—5+ сообщества паразитов являются хорошо сбалансированными и разнообразными, т. е. зрелыми. После 6+ лет отмечается постепенное увеличение значений индекса Бергера—Паркера, что показывает преобладание численности одного вида над другими и отражается на снижении показателей выравненности видов по обилию, индексов Шеннона и Симпсона. В возрасте рыб 14+ и 15+ компонентные сообщества паразитов — зрелые, поскольку они хорошо сбалансированы по численности видов и особей, а также характеризуются сравнительно высокими индексами Шеннона и Симпсона. Сопоставление данных по компонентным сообществам паразитов и изменчивости индекса обилия в различных возрастных группах хозяев свидетельствует о том, что молодые (3+, 4+) и старшевозрастные (13+—14+) группы рыб заражены паразитами в меньшей степени, что может быть связано со стратегией паразитических организмов с точки зрения успешности осуществления ими жизненного цикла — сохранением молодой части популяции хозяев и бесперспективностью заражения их старшевозрастных групп (рис. 6).

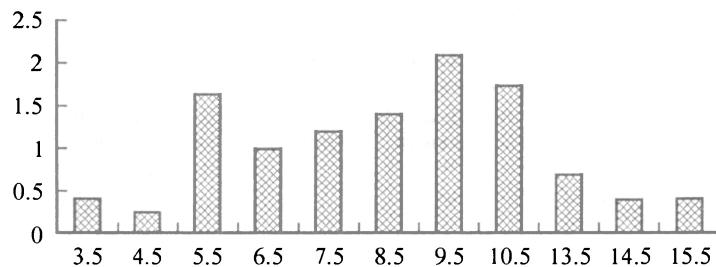


Рис. 6. Изменчивость значений индекса обилия паразитов в различных возрастных группах байкальского омуля.

По оси абсцисс — возраст рыб; по оси ординат — значения индекса обилия, экз.; 3.5, ... и т. д. — соответствуют возрасту 3+, ... и т. д.

Fig. 6. Variation of the abundance index of parasites in different age groups of Baikal omul.

Анализ компонентных сообществ паразитов сига в возрасте 2+—10+ показывает, что в возрастной структуре рыб существует несколько групп сообществ: сбалансированное и зрелое сообщество паразитов в возрасте 2+, незрелое и несбалансированное в возрасте 3+—5+, зрелые и разнообразные сообщества паразитов у рыб в возрасте 6+—8+ (табл. 3).

Таблица 3
Характеристика компонентных сообществ паразитов различных возрастных групп *Coregonus lavaretus* из оз. Байкал

Table 3. Values of the indexes characterizing component communities of the parasites from different age groups of *Coregonus lavaretus* in Lake Baikal

Возрастная группа рыб	Количество паразитов	AB	АЛ	С	Г	D	E	$\frac{H}{HT}$	$\frac{SMP}{SMPT}$
2+	4	4	0	0	4	0.58	0.807	1.119 1.386	2.869 4
3+	3	3	0	0	3	0.68	0.694	0.762 1.099	1.877 3
4+	5	4	1	0	5	0.88	0.322	0.518 1.609	1.292 5
5+	5	4	1	0	5	0.75	0.499	0.804 1.609	1.74 5
6+	8	7	1	2	6	0.32	0.749	1.558 2.079	4.088 8
7+	8	7	1	2	6	0.43	0.709	1.474 2.079	3.322 8
8+	8	7	1	3	4	0.3	0.799	1.661 2.079	4.669 8
9+	9	6	3	3	6	0.72	0.451	0.991 2.197	1.877 9
10+	8	6	2	2	6	0.49	0.674	1.401 2.079	3.08 8

Структура паразитарных сообществ и трофическая дифференциация рыб

Байкальские рыбы характеризуются весьма широким спектром пищевых компонентов, и поэтому их относят к эврифагам (Sideleva, 2002).

В этой связи следует отметить, что при оценке специфики фаунистических комплексов при одновременном возникновении видов наблюдается расхождение спектров питания. Стабильность пищевых условий, по мнению Никольского, определяет и «дробность» пищевых ниш; спектры питания видов, образующих фаунистический комплекс, ограничиваются определенными пределами, и поэтому виды являются стенофагами. При нестабильных кормовых условиях формы, приспособившиеся к кормам, численность которых подвержена значительным колебаниям, периодически элиминируются, и разнообразие форм, слагающих комплекс, сокращается. Поэтому, как считает Никольский, можно прийти к заключению, что, чем более широкую пищевую нишу занимают виды, образующие комплекс, тем, следовательно, в менее стабильных условиях шло его развитие и тем к большему диапазону кормов они адаптированы, т. е. являются эврифагами (Никольский, 1953).

Несмотря на то что большинство байкальских рыб имеют довольно широкие спектры питания, тем не менее некоторых из них вполне можно систематизировать по этому признаку и использовать в оценке компонентных сообществ паразитов.

Анализ полученных нами данных позволяет отнести к зрелым сообщества паразитов рыб бентофагов и хищников; сообщество паразитов рыб планктофагов является незрелым, поскольку имеет все черты несбалансированности — высокий индекс Бергера—Паркера и низкие значения индексов выравненности по обилию и Шеннона (табл. 4). Сравнение наших результатов с данными по структуре сообществ паразитов рыб планкто- и бентофагов из Белого моря показали, что компонентные сообщества паразитов этих рыб являются хорошо сбалансированными по обилию, разнообразными, а значит зрелыми (табл. 5).

Эти результаты косвенно могут являться подтверждением данных о сравнительной молодости планктонного сообщества в целом для экосистемы Байкала (Безрукова и др., 1991; Khursevich et al., 2000; Хурсевич и др., 2001).

Таблица 4

Характеристики компонентных сообществ паразитов
в зависимости от пищевой специализации рыб

Table 4. Values of the indexes characterizing component communities
of the parasites depending on the food specialization of host fishes

Пищевая специализация рыб	N	AB	AL	D	E	H	HT	SMP	SMPT
Планктофаги (желтокрылая, длиннокрылая широколобки, голомянки, омуль)	22	17	5	0.855	0.212	0.656	3.09	1.355	22
Бентофаги (осетр, сиг)	19	17	2	0.407	0.616	1.812	2.94	3.824	19
Бентофаги (рыбы сем. Abyssocottidae)	16	13	3	0.271	0.803	2.225	2.77	6.729	16
Хищники (ленок, таймень, щука, окунь, налим)	44	38	6	0.508	0.521	1.974	3.78	3.352	44

Таблица 5

Характеристики компонентных сообществ паразитов
в зависимости от пищевой специализации рыб из Белого моря
(по материалам Шульмана, Шульман-Альбова, 1953)

Table 5. Values of the indexes characterizing component communities
of the parasites depending on the food specialization of host fishes in White Sea
(by Shulmann and Shulmann-Albova, 1953)

Пищевая специализация рыб	N	AB	АЛ	D	E	H	HT	SMP	SMPT
Планктофаги:									
сайка	18	12	6	0.271	0.819	2.413	2.89		18
беломорская сельдь	10	2	8	0.246	0.906	2.133	2.3		10
пинагор	13	6	7	0.466	0.679	1.744	2.565		13
Бентофаги:									
керчак	16	13	3	0.236	0.803	2.226	2.77		16
четырехрогий бычок	9	3	6	0.234	0.959	2.108	2.2		9

Структура паразитарных сообществ и систематическое положение рыб

Из исследованных компонентных сообществ паразитов рыб, относящихся к 14 семействам (Acipenseridae, Salmonidae, Coregonidae, Thymallidae, Esocidae, Cyprinidae, Percidae, Lotidae, Cobitidae, Siluridae, Eleotrididae, Cottidae, Abyssocottidae, Cottoperidae), первые 10 семейств являются исключительно аборигенными; сем. Cyprinidae включает как аборигенные, так и завезенные из других регионов виды рыб; семейства Siluridae и Eleotrididae — интродуценты.

Наибольшее количество видов паразитов отмечено в сем. Cyprinidae (32), наименьшее — в сем. Cobitidae (3). Наибольшее количество автогенных видов отмечено также у карповых рыб (29), а наименьшее — у выюновых (3). Максимальное количество аллогенных видов паразитов (5) выявлено у сиговых и налимовых рыб. Аллогенные виды у выюновых рыб отсутствовали, у осетровых и щуковых — их количество минимальное (по 1 виду). Видов-специалистов больше всего у сиговых (13) и карповых (24), меньше всего у налимовых и голомянковых (по 1 виду). Генералисты преобладают у керчаковых (Cottidae) — 17 и у глубоководных подкаменщиков (Abyssocottidae) — 13; у выюновых (Cobitidae) их всего 1 вид. Значения индексов компонентных сообществ паразитов рыб различных семейств показывают, что наиболее сбалансированным и устойчивым, а значит и зрелым, является компонентное сообщество паразитов сем. Cyprinidae (рис. 7).

Анализ компонентных сообществ паразитов рогатковидных рыб позволил выявить следующее. Компонентное сообщество паразитов рыб сем. Cottidae представлено 20 видами многоклеточных паразитов; 5 видов имеют простой, 15 — сложный жизненный цикл. Автогенных видов — 14, аллогенных — 6. Доминирует автогенный генералист *Proteocephalus exiguus* (паразит находится на молодой нестробилированной стадии взрослой фазы развития).

Компонентное сообщество паразитов сем. Abyssocottidae представлено 16 видами многоклеточных паразитов. 5 видов имеют простой, 11 — сложный жизненный цикл. Автогенных видов — 13, аллогенных — 3. Доминирует автогенный специалист, эндемик Байкала — *Dactylogyrus colonus*. Компонентное сообщество паразитов сем. Cottoperidae представлено 8 видами; один из них имеет простой, 7 — сложный жизненный цикл. Автогенных ви-

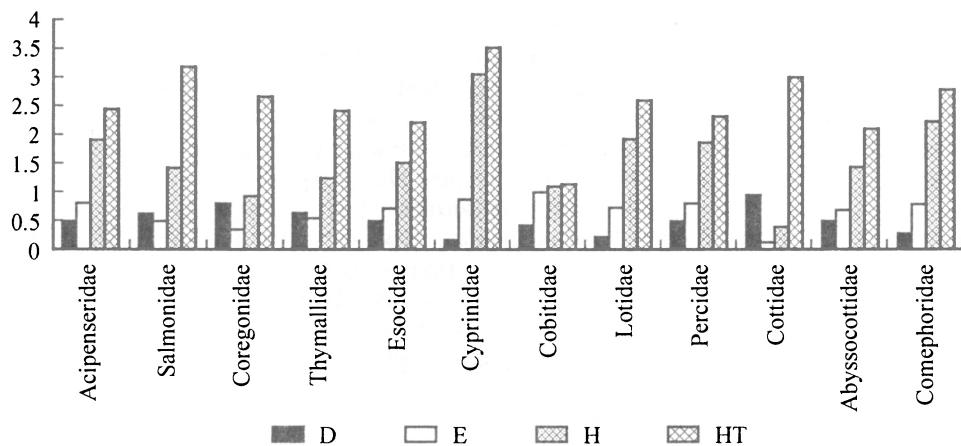


Рис. 7. Значения статистических индексов, характеризующих компонентные сообщества паразитов в соответствии с принадлежностью рыб-хозяев к определенным семействам.

Обозначения — см. табл. 1.

Fig. 7. Values of the statistic indexes characterizing component communities of parasites according to the belonging of host fishes to different families.

лов — 6, аллогенных — 2. Доминирует автогенный специалист, эндемик — *Gyrodactylus comophori*. Значения статистических индексов компонентных сообществ паразитов эндемичных семейств рыб Comorphoridae и Abyssocottidae более сбалансированные, чем у рыб сем. Cottidae.

Структура паразитарных сообществ и принадлежность хозяев к фаунистическим комплексам

Анализ компонентных паразитарных сообществ рыб, принадлежащих в Байкале к нескольким фаунистическим комплексам, показал, что компонентное сообщество паразитов бореального равнинного комплекса является наиболее зрелым и отличается высокой сбалансированностью, что отражается

Таблица 6

Характеристики компонентных сообществ паразитов рыб, принадлежащих отдельным фаунистическим комплексам

Table 6. Values of the indexes characterizing component communities of the parasites from fishes belonging to different faunal complexes

Фаунистические комплексы	N	AB	AL	D	E	$\frac{H}{HT}$	$\frac{SMP}{SMPT}$
Бореальный равнинный	46	41	5	0.145	0.832	<u>3.185</u> 3.828	<u>16.608</u> 46
Бореальный предгорный	26	23	3	0.448	0.513	<u>1.744</u> 3.258	<u>3.552</u> 26
Арктический пресноводный	23	16	7	0.744	0.324	<u>1.015</u> 3.135	<u>1.746</u> 23
Байкальский	24	18	6	0.863	0.237	<u>0.744</u> 3.178	<u>1.340</u> 24
Сино-индийский равнинный	20	17	3	0.339	0.643	<u>1.989</u> 3.091	<u>4.663</u> 20

ется на высоких значениях выравненности видов по обилию, индекса Шеннона и низких значениях индекса Бергера—Паркера (табл. 6). К незрелым и слабо сбалансированным относятся сообщества паразитов байкальского и арктического пресноводного фаунистических комплексов, для которых характерны низкие значения выравненности видов по обилию, индекса Шеннона и высокие значения индекса Бергера—Паркера. Очень большие значения индекса Бергера—Паркера определяются у рогатковидных рыб высокой численностью цестод рода *Proteocephalus*, для которых *Cottoidei* являются паратеническими хозяевами. Это соответственно определяет низкие значения индексов выравненности видов по обилию, Шеннона и Симпсона. По нашему мнению, такое состояние сообществ может быть связано со сравнительно недавним включением этих рыб в круг хозяев паразитов из других фаунистических комплексов.

ВЫВОДЫ

1. В инфра- и компонентных сообществах паразитов рыб Байкала всегда доминируют автогенные виды, жизненный цикл которых связан исключительно с водной средой. Инфрасообщества паразитов большинства видов рыб в Байкале являются слабо сбалансированными и обедненными (индекс Бергера—Паркера > 0.5 ; выравненность видов по обилию < 0.5 ; индекс Бриллюэна < 1). При этом наибольшее разнообразие и сбалансированность сообществ отмечены у хищных рыб (ленок, таймень, хариус, щука, окунь). Наиболее разнообразными в Байкале являются компонентные сообщества паразитов ельца, плотвы и песчаной широколобки индекс Шеннона 2.4, каменной (2.2) и крапчатой (2.3) широколобок, обыкновенного гольяна (2.1), налима и узкой широколобки (1.9), окуня (1.8), язя (1.8). Компонентные сообщества паразитов других рыб в Байкале имеют низкие показатели биологического разнообразия ($H = 0.5—1.05$; Smp приближается к 1). Предложена классификация зрелых и незрелых компонентных сообществ паразитов рыб по соотношению количества видов специалистов и генералистов.

2. Установлено, что компонентные паразитарные сообщества рыб из сублиторальной, профундальной и псевдоабиссальной зон являются зрелыми. В литоральной зоне они незрелые (обедненные и слабо сбалансированные). Компонентные сообщества паразитов рыб-бентофагов и хищников являются зрелыми, у планктофагов — они незрелые. Зрелыми являются компонентные сообщества паразитов рыб сем. Cyprinidae, незрелые сообщества — у рыб сем. Coregonidae и Cottidae. Компонентные сообщества паразитов рыб boreального равнинного и boreального предгорного фаунистических комплексов являются зрелыми, а байкальского и арктического пресноводного — незрелыми.

В связи с полученными данными считаем, что необходимо продолжать исследования паразитарных сообществ как составной части экосистем, формирование которых не могло проходить без взаимного влияния отдельных ее элементов. Считаем, что посредством изучения паразитарных сообществ возможно выявление специфики каждой конкретной экосистемы и прогнозирование ее состояния при изменении внешних условий.

Работа выполнена при частичной поддержке грантов РФФИ: № 02-04-48581 и 05-04-97221-р_байкал_a.

Список литературы

- Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
- Базикалова А. Я. Амфиподы озера Байкал // Тр. Байкал. лимнол. станции. 1945. Т. 11. 440 с.
- Безрукова Е. В., Богданов Ю. А., Вильямс Д. Ф. и др. Глубокие изменения экосистемы северного Байкала в голоцене // Докл. АН СССР. 1991. Т. 321, № 5. С. 1032—1037.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология // Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
- Верещагин Г. Ю. Байкал. М.: Географгиз, 1949. 227 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Доровских Г. Н. Структура паразитофауны *Phoxinus phoxinus* (L.) с позиций концепции А. В. Жирмунского и В. И. Кузмина // Паразитологические проблемы больших городов. СПб., 1996. С. 31.
- Доровских Г. Н. Структура сообществ ихтиопаразитов в водоемах с разной степенью загрязнения // Матер. Междунар. совещ. «Жизнь и факторы биогенеза». Ижевск, 1999. С. 56—58.
- Доровских Г. Н. Теоретические и методические подходы к изучению компонентных сообществ паразитов пресноводных рыб // Биоразнообразие европейского Севера. Междунар. конф.: Тез. докл. Петрозаводск, 2001. С. 57—58.
- Доровских Г. Н. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока европейской части России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: Изд-во Зоол. ин-та РАН, 2002. 51 с.
- Кожов М. М. Биология озера Байкал. М., 1962. 315 с.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.
- Никольский Г. В. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 67.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Пугачев О. Н. Сравнительный анализ паразитарных сообществ щуки и речного гольяна // II Съезд Паразитол. общ-ва при РАН: Тез. докл. СПб., 1997. С. 83—85.
- Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: Изд-во Зоол. ин-та РАН, 1999а. 50 с.
- Пугачев О. Н. О возможном природном очаге филометроза османа (*Cyprinidae: Ogeoleucus humilis*) в Гобийском озере Бон-Цаган-Нур // Проблемы природной очаговости. СПб., 1999б. С. 207—221.
- Пугачев О. Н. Паразитарные сообщества речного гольяна (*Phoxinus phoxinus* L.) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 3. С. 196—209.
- Ройтман В. А., Казаков Б. Е., Перевертин К. А., Цейтлин Д. Г. Разнообразие и комбинаторно-вариационное изучение многовидовых совокупностей гельминтов в желудочно-кишечном тракте щук (*Esox lucius*) из озер Карелии и Рыбинского водохранилища // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. М.: Изд-во Ин-та паразитол. РАН, 1997. С. 130—141. (Тр. Ин-та паразитол. РАН. Т. 41).
- Талиев Д. Н. К вопросу о причинах и темпах дивергентной эволюции байкальских *Cottoidei* // Тр. Байкал. лимнол. станции. 1948. Т. 12. С. 107—158.
- Хурсевич Г. К., Карабанов Е. Б., Прокопенко А. А., Вильямс Д. Ф., Кузьмин М. М., Феденя С. Я., Гвоздков А. Н., Курбер Е. В. Детальная диатомовая биостратиграфия осадков озера Байкал в эпоху Брюнес и климатические факторы видоразнообразия // Геология и геофизика. 2001. Т. 42, № 1. С. 108—129.
- Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 163 с.
- Bush A. O., Aho O. M., Kennedy C. R. Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness // Evolutionary Ecology. 1990. Vol. 4. P. 1—20.
- Dobson A., Roberts M. The population dynamics of parasitic helminth communities // Parasitology. 1994. Vol. 109. P. 97—108.
- Holmes J. C., Price P. W. Communities of parasites // Community ecology: patterns and processes. Blackwell Scientific. Oxford, England, 1986. P. 186—213.
- Kennedy C. R. Richness and diversity of macroparasite communities in tropical eels *Anguilla reinhardtii* in Queensland, Australia // Parasitology. 1995. Vol. 111. P. 233—245.

- Khursevich G. K., Karabanov E. V., Williams D. F., Kuzmin M. I., Prokopenko A. A. Evolution of freshwater diatoms within the Baikal rift zone during the late Cenozoic // Lake Baikal / Ed. by K. Minoura. 2000. P. 146—153.
- Lotz J. M., Font W. F. Structure of enteric helminth communities in two populations of *Eptesicus fuscus* (Chiroptera) // Can. Journ. Zoology. 1985. Vol. 63. P. 2969—2978.
- Lotz J. M., Font W. F. Excess positive associations in communities of intestinal helminths of bats: A refind null hypothesis and a test of the facilitation hypothesis // Journ. Parasitol. 1994. Vol. 103. P. 127—138.
- May R. M. Patterns in multi-species communities // Theoretical ecology: Principles and Applications. Blackwell, Oxford, 1981. P. 197—227.
- Sideleva V. G. Hypothesis of fish speciation in Lake Baikal // Ancient Lakes: speciation, development in time and space, natural history. 3rd International Symposium. Novosibirsk: Nauka, 2002. P. 169.

Байкальский музей Иркутского научного центра СО РАН,
пос. Листвянка, Иркутская обл.

Поступила 22 VIII 2005

ANALYSIS OF PARASITIC COMMUNITIES IN FISHES FROM LAKE BAIKAL

O. T. Rusinek

Key words: fish parasites, component communities, infracommunities, Lake Baikal.

SUMMARY

Analysis of infracommunities and component communities of fish parasites in Lake Baikal has been conducted for the first time. It has been revealed that parasite infracommunities for the majority of Baikal fishes are weakly balanced and impoverished (the Berger—Parker Index is > 0.5 ; Evenision is < 0.5 ; the Brillouin Index is < 1).

The highest diversity and balance of the communities are characteristic for carnivorous fishes (*Brachymystax lenok*, *Hucho taimen*, *Thymallus arcticus*, *Esox lucius*, and *Perca fluviatilis*). The component parasitic communities of *Leuciscus leuciscus baicalensis*, *Rutilus rutilus*, and *Leocottus kesslerii* are the most diverse in Lake Baikal since the Shannon index for *L. leuciscus baicalensis*, *R. rutilus*, and *L. kesslerii* is 2.4, for *Paracottus knerii* — 2.2, *Limnoccottus godlewskii* — 2.3, *Phoxinus phoxinus* — 2.1, *Lota lota* and *Limnocottus pallidus* — 1.9, *P. fluviatilis* — 1.8, *Leuciscus idus* — 1.8. The component parasitic communities of other fishes in Lake Baikal have low indices of biological diversity ($H = 0.5—1.05$, Smp is close to 1). A classification of mature and immature components of parasitic communities based on the ratio of specialist species and generalist species has been proposed. It is established that the component parasitic communities in sublitoral, profundal, and pseudoabyssal zones are mature, while in the littoral zone they are immature (impoverished and weakly balanced). The component parasitic communities in benthophagous fishes and predators are mature, in planktivorous fishes they are immature. The component parasitic communities are mature in the family Cyprinidae and immature in the families Coregonidae and Cottidae. The component parasitic communities of the Boreal Plain and Boreal Submountain faunal complexes are mature, but they are immature in Lake Baikal and Arctic freshwater complexes.